Der Schalenschließmuskel der dekapoden Crustaceen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Kopfmuskulatur

Von

Prof. Karl Grobben (Wien)
w. M. K. Akad.

(Mit 1 Tafel und 8 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. Juni 1917)

In seiner Abhandlung über den Organismus der *Nebaliden* erwähnt Claus (4) gelegentlich der Besprechung des Schalenmuskels dieser Tiere, daß bei den Malakostraken ein solcher bisher nicht beobachtet wurde. Claus hält aber damit als »durchaus nicht bewiesen, daß nicht auch bei Malakostraken und insbesondere bei solchen Schizopoden, deren Schalen sich frei über dem Rücken des Thorax ausbreiten, ohne mit den Segmenten desselben verwachsen zu sein, Überreste des Schalenmuskels vorhanden sind und bei sorgfältiger Untersuchung noch aufgefunden werden«. (l. c., p. 38).

Der Besitz des Schalenmuskels (besser Schalenschließers, Adductor testae Nowikoff [12]) bietet gewiß einen phyletischen Charakter der Krebse, wie sich aus seinem Vorhandensein bei den *Limnadiidae* unter den Euphyllopoden und bei *Nebalia* mit Recht schließen läßt, da die Euphyllopoden als die phylogenetisch ältesten Krebse der heutigen Lebewelt zu betrachten sind und *Nebalia* in allen Merkmalen die Charaktere einer stammesgeschichtlich alten Crustaceenform zeigt, welche die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu den hier zu besprechenden Malacostraca besitzt, denen sie im System auch von Claus als besondere Hauptabteilung *Leptostraca*

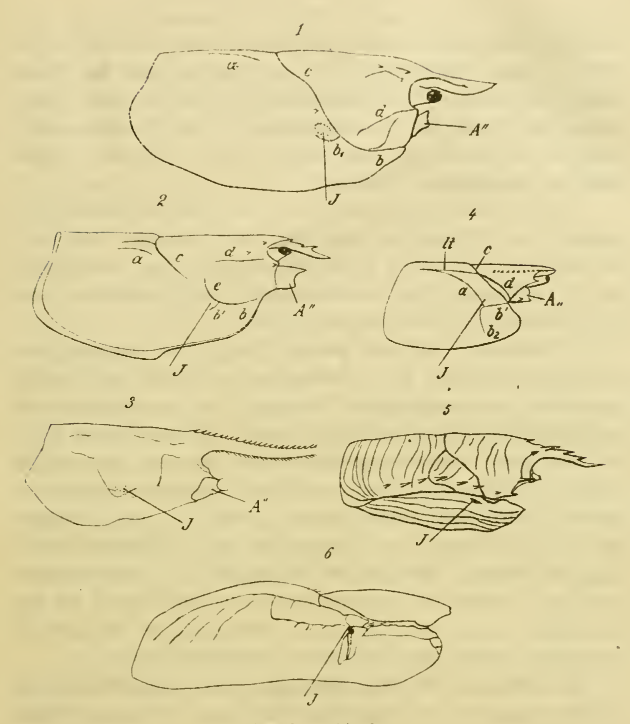
eingeordnet wurde. Letztere zeichnen sich aber durch so zahlreiche Eigentümlichkeiten vor allen übrigen Malakostraken aus, daß diese am besten als *Eumalacostraca* (Grobben [7]) innerhalb der Malacostraca zusammengefaßt den Leptostraca gegenübergestellt werden.

Anläßlich von Untersuchungen am Flußkrebs bin ich auch auf die Frage geführt worden, ob nicht noch der alte Schalenschließer vorhanden sei.

Ich bin dabei zu der Auffassung gelangt, daß der von W. Schmidt (15), dem wir eine neuerliche eingehende Beschreibung der Muskulatur des Flußkrebses (*Potamobius astacus*) verdanken, mit *dvp* in seinen Abbildungen bezeichnete Musculus dorsoventralis posterior dem Schalenschließer von *Nebalia* und der *Limnadiiden* morphologisch gleichwertig ist. Er besteht beim Flußkrebs aus kurzen Muskelfasern, die sich einerseits dicht hinter der Nackenfurche an der Schale inserieren, andrerseits in ein breites sehniges Band übergehen, welches fast horizontal und senkrecht zur Sagittalebene verläuft und sich am lateralen Rande des Kopfapodems ansetzt (vgl. Fig. 1 *SM*).

Die Insertion an der Schale erfolgt dorsal von der Übergangsstelle des eigentlichen Kiemenraumes in seinen vorderen Ausgangskanal (Pre-branchial chamber bei Pearson [14]), in welchem der fächerförmige Anhang der 2. Maxille schwingt. Die dorsale Wand des Schalenraumes bildet hier einen leistenartigen Vorsprung (Nackenfalte bei Huxley), in welchem der Muskel verläuft (Fig. 6). Hinter dieser Stelle findet sich bei *Potamobius* ein an der Innenwand der Schalenduplikatur vorspringender ohrförmiger Lappen (*L*), bis zu welchem der dorsale Teil des schwingenden Anhanges der 2. Maxille reicht. Dieser Lappen wird im Anschluß an den schwingenden Anhang einen vollkommeneren Abschluß des hinteren Kiemenraumes gegen seinen vorderen Ausgangskanal bewirken.

Die genaue Lage und Form der Insertionsstelle des Schalenschließmuskels an der Schale ist in Textfig. 1 *J* angegeben, welche eine Seitenansicht des Thoraxpanzers von *Potamobius* zeigt. Sie befindet sich hinter der gewöhnlich einfach als Cervicalfurche bezeichneten Furche, deren Entstehung aus



Textfig. 1 bis 6.

Cephalothoraxpanzer in der Seitenansicht von

1 *Potamobius astacus,* 2 *Astacus gammarus,*
3 *Pandalus pristis,* 4 *Upogebia litoralis,*
5 *Galathea strigosa,* 6 *Pagurus arrosor.*

(2 und 4 Kopien nach Boas). In Textfig. 1 sind die Furchen mit den von Boas gebrauchten Buchstaben bezeichnet. Textfig. 1 und 3 zeigen die Insertionsfläche (*J*) des Schalenschließers durch eine punktierte Linie angegeben. In den übrigen Textfiguren ist bloß die Insertionsstelle des Schalenschließers von mir bezeichnet.

zwei beim Hummer getrennten Furchen (*b* und *c*) schon von Boas (1) sehr richtig erkannt wurde, und zwar oberhalb der kurzen nach hinten gerichteten Nebenfurche, die im Anschluß

an die von Boas verwendeten Bezeichnungen sich als homolog mit der Furche *b'* des Hummerpanzers erweist, eine Homologisierung, deren Richtigkeit sich aus der an gleicher Stelle erfolgenden Insertion des Schalenmuskels beim Hummer ergibt (vergleiche Textfig. 2). Die Insertionsstelle des Schalenschließmuskels an der Schale hat ovale Gestalt und zeigt einen nicht unbeträchtlichen Umfang.

Während die Länge der Muskelfasern des Schalenschließmuskels von *Nebalia* im Vergleich zum sehnigen Teil nach der Abbildung 5 auf Taf. IX der Abhandlung von Claus etwa 2 : 1 beträgt, ist das Verhältnis von Muskelfaser und Sehne beim Flußkrebs beiläufig 2 : 10.

In Rücksicht auf die geringe Länge der Muskelfasern kann dieser Muskel beim Flußkrebs verglichen mit *Nebalia* kaum eine bemerkenswerte Wirkung auf Annäherung der seitlichen Schalenteile ausüben, welche übrigens nach Form und Festigkeit eine ausgiebigere Annäherung auch nicht gestatten, wogegen die in zwei seitliche Klappen gegliederte weiche *Nebalia*-Schale eine solche zuläßt. Es muß demnach der Schalenschließer von *Potamobius* als rudimentär bezeichnet werden, wie auch W. Schmidt der Meinung Ausdruck gibt, daß dieser Muskel mehr zur Befestigung als zur Kontraktion dient. Seine Funktion wird wohl am besten der eines Sehnenspanners (Tensor) zu vergleichen sein.

Die Beweise für die Richtigkeit der Homologisierung dieses Muskels von *Potamobius* mit dem Schalenschließer von *Nebalia*, die als alte Malakostrakenform zunächst beim Vergleiche in Frage kommt, liefern 1. die Insertion, 2. die topischen Verhältnisse und 3. die Innervation.

Bei *Nebalia* ist der Schalenschließer ein quer durch den Körper verlaufender zweibäuchiger Muskel, dessen beiderseitige an der Schale inserierte Teile durch eine mittlere Sehne verbunden sind. Beim Flußkrebs geht dieser Charakter des Schalenschließers verloren in Folge der Kürze der Muskelfasern und zu Folge der scheinbaren Unterbrechung, welche die sehnige mittlere Verbindung durch die Einschaltung des Kopfapodems erfährt. Das dem Endophragmalsystem zugehörige Kopfapodem, welches im wesentlichen

aus zwischeneinander greifenden tiefen paarigen Einsenkungen der Haut, beziehungsweise der Hautkutikula besteht, wird aber dorsal von einem Querbande bedeckt, das die beiderseitigen medialwärts vorspringenden Teile (Mesophragma Milne Edwards) des Kopfapodems verbindet und in einem Teile dem medianen Sehnenabschnitte des Schalenschließers von *Nebalia* entspricht.

Und zwar entspricht der hinterste frei über das Kopfapodem vorragende Abschnitt (Fig. 1 *SMs*) dieses Querbandes der medianen Sehne des Schalenschließers, während der gleichfalls über das Kopfapodem vorragende vorderste Teil des Querbandes (Fig. 1, *Mds*) die mediane Sehne der querverlaufenden Mandibelmuskulatur ist. Im Zusammenhange mit der mächtigen Ausbildung des Kopfapodems erscheinen aber beide Sehnen reduziert. Man kann sich diese Sehnenrudimente gut zur Anschauung bringen, wenn man die Sehnenhaut des Kopfapodems abpräpariert. Dann findet man am Vorderrande derselben ein Bändchen, das zur queren Mandibelmuskulatur zieht, desgleichen am Hinterrande ein gleiches Bändchen, welches die beiderseitigen Schalenschließer verbindet. In Fig. 1, auf die bereits verwiesen wurde, sind die beiden Sehnenabschnitte gut zu erkennen.

Eine weitere Stütze für die Richtigkeit dieser Auffassung gibt der Vergleich mit den Verhältnissen bei der Macrura Natantia. Bei diesen, am deutlichsten bei *Penaeus membranaceus* (Fig. 4), heben sich quere Mandibelsehne und mediane Schalenschließersehne scharf ab, wenngleich auch hier zwischen beide sich ein Apodem einschiebt, das jedoch in seiner Entwicklung nicht die Komplikation wie bei *Potamobius* aufweist. Insbesondere am Medianschnitte durch den Cephalothorax sind diese Verhältnisse gut zu übersehen. Im Gegensatze zu den übrigen von mir daraufhin untersuchten Gattungen der Macrura Natantia (*Palaemon*, *Leander*, *Pandalus*) sind bei *Penaeus membranaceus* quere Mandibelsehne und Schalenschließersehne weiter voneinander entfernt. Dieses Verhalten entspricht wohl einem ursprünglichen und schließt am besten an die bei *Nebalia* bestehenden Verhältnisse an, bei der die quere Mandibelsehne und die mediane Sehne

des Schalenschließers im Segmente der Mandibel und der 1. Maxille hintereinander folgen (vgl. Claus [4], Taf. VII, Fig. 9).

Die Richtigkeit des Vergleiches dieses Querbandes, beziehungsweise des hinteren Abschnittes desselben von *Potamobius* mit dem medianen Sehnenabschnitte des Schalenschließers von *Nebalia* folgt auch daraus, daß, gleicherweise wie sich bei *Nebalia* die transversalen ventralen Muskeln der 1. Maxille an der vorderen und ventralen Partie der Sehne des Schalenschließers inserieren, so auch bei *Potamobius* die transversal verlaufenden ventralen Muskeln der 1. Maxille (so der Musculus promotor, remotor, levator, depressor und adductor medialis coxopoditis I. maxillae) am eingeschobenen Kopfapodem ihre mediale Insertion finden.

Das Querband am Kopfapodem beschreibt W. Schmidt als Musculus compressor endophragmalis 1. Von diesem Muskel gibt Schmidt folgendes an: »In der Hauptsache sehniger Natur, übernimmt er wohl weniger die Funktion der Kontraktion als die einer festen Verbindung und eines guten Abschlusses des unter ihm liegenden Unterschlundganglions gegen den auf ihm lastenden Magen.« Schon nach dieser Darstellung ist es zweifelhaft, ob es sich hier überhaupt um einen Muskel handeln kann. Durch histologische Untersuchung dieser Querverbindung habe ich mich weiter überzeugt, daß sie nur aus straffem Bindegewebe besteht, somit kein Muskel ist.

Anhangsweise möge hier zugefügt werden, daß die von W. Schmidt als Musculus compressor endophragmalis 2 bezeichnete Querverbindung zwischen den beiderseitigen Verzahnungen des hinteren horizontalen Fortsatzes des Kopfapodems mit den Fortsätzen der folgend anschließenden Apodeme (Fig. 1 *Q*) gleichfalls kein Muskel, sondern bloß eine Bandverbindung ist. Übrigens gibt auch W. Schmidt für diesen vermeintlichen Muskel Mangel der Kontraktionsfähigkeit an.

Ein zweites Beweismittel für die Homologie des von mir als Schalenschließer bezeichneten Muskels von *Potamobius* mit dem Schalenschließer von *Nebalia* ergibt sich

aus den Lagerungsverhältnissen der ihn umgebenden Muskulatur.

Der Musculus adductor posterior der Mandibel von *Potamobius*, welcher zu beiden Seiten des Kaumagens an der Dorsalwand der Schale entspringt, verläuft dorsoventral mit seiner Sehne vor dem als Schalenschließer gedeuteten Muskel zur Mandibel (Fig. 1 *R*). Gleiches Verhalten trifft für den nach Claus die Mandibel adduzierenden Muskel von *Nebalia* zu. Auch der Musculus abductor coxopoditis 1. maxillae von *Potamobius* überkreuzt vorn, beziehungsweise dorsal den vermeintlichen Schalenschließer (Fig. 1 *Ac*); jener Muskel entspringt dicht hinter der Nackenfurche der Schale oberhalb des als Schalenschließer erkannten Muskels und zieht zum lateralen Teile der Basis des Coxopodits der 1. Maxille. Ein gleichverlaufender Muskel findet sich bei *Nebalia* vor: er zieht gleichfalls in dorsoventralem Verlaufe vor dem Schalenschließer von der Dorsalwand der Schale dicht oberhalb der Insertion des Schalenschließers zum lateralen Teile der Basis der 1. Maxille (vgl. Claus [4], Taf. IX, Fig. 4 *Mi Mc*, Taf. XIII, Fig. 4 *Mx' M*).[1]

Das dritte Beweismittel gibt die Innervation. Bei *Nebalia* wird nach den Angaben von Claus der Schalenschließer vom 1. Maxillarganglion innerviert, und zwar ist es ein dorsaler Nerv, der die Innervation dieses Muskels besorgt. Gleiches gilt von *Potamobius*. Nach Keim's Publikation (9) über das Nervensystem von *Potamobius* wird auch bei *Potamobius* der von mir als Schalenschließer betrachtete Muskel von einem dorsalen Nerven (Nervus superior primus) versorgt, der seiner sonstigen Verbreitung nach dem 1. Maxillarsegmente angehört und auch seinem Ursprunge am Unterschlundganglion gemäß der Partie des 1. Maxillarganglions entspricht. Er versorgt außer dem als Schalenschließer gedeuteten Muskel noch den Musculus dorsoventralis anterior, sowie die äußeren

[1] Claus gibt p. 49 noch an, daß zum 1. Maxillarsegmente gehörige dorsoventrale Muskeln auch hinter dem Schalenschließer verlaufen. Es scheint diese Angabe jedoch irrtümlich zu sein, wenigstens ist in der oben angeführten Fig. 4, Taf. XIII nur ein vor dem Schalenschließer herabziehender Muskel zu sehen.

Insertionsabschnitte des Musculus abductor und adductor lateralis coxopoditis der 1. Maxille.

Fassen wir die Resultate dieser Untersuchung zusammen, so ergeben sie, daß der von W. Schmidt als Musculus dorsoventralis posterior bezeichnete Muskel von *Potamobius* tatsächlich dem Schalenschließer der *Nebalia* und *Limnadiden* homolog und demnach als Musculus adductor testae richtig zu bezeichnen ist. Er gehört wie bei den zuletzt genannten Formen dem 1. Maxillarsegmente an. Auch bei *Limnadia* wird der Schalenschließer von einem dorsalen Nerven des 1. Maxillarganglions versorgt. Und es möge noch hinzugefügt werden, daß nach Lage und Innervation in gleicher Weise der Schalenschließer der *Ostracoden* dem Schalenschließer der oben genannten Krebse morphologisch gleichwertig ist. Nach Claus ist es in gleicher Weise bei Halocypriden ein dorsales Nervenpaar aus dem Maxillarganglion (das dem 1. Maxillarganglion der Malakostraken entspricht), welches wahrscheinlich zum Schalenmuskel (Claus [5], Taf. XXV, Fig. 6, 6′ *N*) geht.

Es möge hier besonders hinzugefügt und hervorgehoben werden, daß der Schalenschließer (Musculus adductor scutorum) der Cirripedien (desgleichen des sogenannten Cyprisstadiums der Cirripedien) nicht dem Schalenschließer der früher genannten übrigen Crustaceen homolog ist, mit dem er gewöhnlich in einer Reihe angeführt wird. Der Schalenschließer der Cirripedien, ebenso des sogenannten Cyprisstadiums, liegt kopfwärts vom Ösophagus vor den Mundteilen, während der Schalenschließer aller übrigen früher angeführten Krebse hinter dem Ösophagus zwischen Darm und Bauchnervensystem seine Lage hat. Er muß aus diesem Grunde als eine spezielle Bildung der Cirripedien angesehen werden.

Es handelt sich nunmehr darum, nachzuweisen, wieweit verbreitet der Schalenschließer bei den Dekapoden vorkommt. Daß er sich bei den nahestehenden Macrura Reptantia, so beim Hummer (*Astacus gammarus*), wo ihn auch W. Schmidt beobachtet hat, und bei *Nephrops norvegicus* in wesentlich gleicher Ausbildung findet, erscheint mit Rücksicht auf die

enge verwandtschaftliche Stellung zum Flußkrebs naheliegend. Ich habe ihn selbst beim Hummer und bei *Nephrops* präpariert, möchte ihn aber nicht mit Schmidt beim Hummer als verhältnismäßig schwach entwickelt bezeichnen. Daß sich beim Hummer die Insertion an der Schale (Textfig. 2 *J*) hinter der von Boas mit *b'* bezeichneten Furche in dem von dieser mit der aufsteigenden Furche *c* gebildeten Winkel findet, wurde bereits früher bemerkt. Diese Stelle springt an der Schale etwas buckelförmig vor. Die Insertionsstelle erschien an dem von mir untersuchten konservierten Exemplare als hellere etwas gefelderte Stelle und wurde von Herrick (7a) bei dem amerikanischen Hummer als besonderer Fleck beobachtet. Es möge noch hinzugefügt werden, daß an gleicher Stelle bei *Nephrops* die Schaleninsertion des Schalenschließers ihre Lage hat.

Von besonderem Interesse erwies sich die Untersuchung der Macrura Natantia, da es sich, wie zu erwarten war, herausstellte, daß hier der Schalenschließer nicht wie bei den Astaciden rudimentär ist, sondern volle Entwicklung ähnlich wie bei *Nebalia* zeigt. Ich habe ihn bei *Penaeus trisulcatus* (*caramote*), *P. membranaceus* und *P. semisulcatus*, bei *Palaemon carcinus* (?), *Leander squilla*, *Pandalus pristis* und *Athanas nitescens* untersucht und überall im wesentlichen die gleichen Verhältnisse vorgefunden.

Der Schalenschließer ist in allen diesen Fällen stark ausgebildet, inseriert sich einerseits an einem medianen Sehnenblatte, andrerseits lateral an der Schale, gleichwie bei den Astaciden dorsal von der Übergangsstelle des eigentlichen Kiemenraumes in den vorderen Ausgangskanal desselben, in welchem der Anhang der 2. Maxille schwingt. Das mittlere Sehnenblatt steht mit einer wenig komplizierten Endophragmabildung, die hinter der 1. Maxille ihren Ursprung hat, in Verbindung. Der Muskel nimmt die ganze Länge zwischen medianem Sehnenblatt, beziehungsweise Endophragma, und der Schale ein (Fig. 2, 4, 7, 8 *SM*). Er ist dorsoventral abgeflacht, bandförmig und nicht wie bei *Nebalia* gegen die Schaleninsertion hin verbreitert; er hat im Gegensatze zu dem der Astaciden, wo er quer zur Längsachse des Körpers

verläuft, bei den meisten Macrura Natantia einen schräg nach hinten und lateral gerichteten Verlauf (vgl. Fig. 2 *SM*), daher an Querschnitten, wie solche von *Athanas nitescens* in Fig. 7 und 8 abgebildet sind, die Insertion an der Schale und am medianen Sehnenblatte nicht auf demselben Schnitte getroffen werden. Die Insertion des Schalenschließers an der Schale ist, wenigstens an konservierten Tieren, bei *Pandalus pristis*, *Leander squilla* und bei dem großen *Bithynis* (*Palaemon*) *gaudichaudi* bei Betrachtung der Schale von außen deutlich umschrieben zu sehen und von *Pandalus* in Textfig 3 *J* von mir abgebildet.

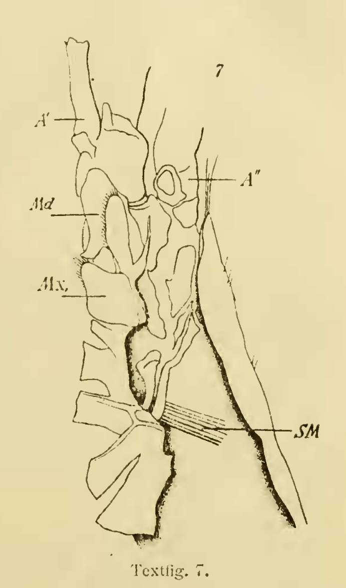
Es kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß die Wirkung des Schalenschließers bei den Macrura Natantia eine ausgiebige ist, zumal es sich in allen diesen Fällen um eine leichte und biegsame Schale handelt.

Auch in der Gruppe der Decapoda Anomura habe ich bei allen daraufhin untersuchten Formen den Schalenschließmuskel gefunden, so bei *Pagurus arrosor* (*striatus*), bei *Upogebia litoralis* und bei *Galathea squamifera*. Der Schalenschließer gleicht in seiner Ausbildung bei *Pagurus* und *Upogebia* jenem der Macrura Natantia. Wie bei diesen nimmt er die ganze Länge zwischen medianem Sehnenblatt, beziehungsweise eingeschobenem breitem Endophragma und Schale ein. In seinem etwas schräg nach hinten gerichteten Verlaufe wiederholt er die bei den Macrura Natantia gefundenen Verhältnisse. Seine Insertion an der Schale findet sich bei *Upogebia* oberhalb der von Boas mit *b'* bezeichneten Schalenfurche (Textfig. 4 *J*) an einer grubenförmig vertieften Stelle, bei *Pagurus* an der Schalengrube hinter dem oberen verbreiterten Ende des vorderen dorsoventral verlaufenden harten Schalenstückes (siehe Textfig. 6 *J*). Bei *Pagurus* ist der Schalenschließer in Folge der Dünnhäutigkeit der Schale von der Kiemenhöhle her gut sichtbar und ich habe in Textfig. 7 ein Bild desselben gegeben.

Etwas anders verhält sich der Schalenschließer bei *Galathea* (Fig. 5 *SM*). Erstens verläuft er hier wie bei den Astaciden quer zur Medianebene und zweitens ist sein medialer sehniger Teil länger, so daß in Folge davon auch diesbezüglich eine

gewisse Ähnlichkeit mit dem Verhalten bei Astaciden besteht. Seine laterale Insertion erfolgt am vorderen Teile des ventralen abgegliederten Teiles der seitlichen Schalenlamelle (Textfig. 5 *J*) an einer äußerlich leicht auffindbaren grubenförmig vertieften Stelle, an welcher die Schalenkutikula gegen innen zu einen buckelförmigen Vorsprung bildet. Bei durchfallendem Lichte erscheint diese Stelle als durchscheinender Fleck.

Die kräftige Ausbildung des Schalenschließers und die Weichheit, beziehungsweise Nachgiebigkeit der Schale läßt auch bei den Anomura auf eine ausgiebige Wirkungsweise dieses Muskels für eine Annäherung der Seitenteile der Schale schließen.



Textfig. 7.

Linke Hälfte des vorderen Teiles des Cephalothorax von *Pagurus arrosor* (*striatus*), nach Entfernung der Extremitäten bis zur 1. Maxille. An der Übergangsstelle der Kiemenhöhle in deren vorderen Ausgangskanal ist der Schalenschließer durch die zarte Kutikula hindurch sichtbar. Vergr. 4 1.

Von der Macrura Reptantia habe ich außer den bereits besprochenen Astaciden noch *Palinurus*, allerdings an nicht genügendem Material untersucht. Ich vermochte einen Schalenschließer hier nicht aufzufinden und auch in der Abhandlung von Parker und Rich (13) über die Muskulatur von *Palinurus Edwardsii* vermisse ich einen Muskel, der dem Schalenschließer entsprechen würde. Es scheint demnach, daß dieser Muskel hier vollständig rückgebildet ist, was in Anbetracht des starken Schalenpanzers leicht zu verstehen wäre.

Was endlich die Brachyura anbelangt, so gelang es mir nicht, bei den daraufhin untersuchten Formen *Homola barbata*, *Maja squinado* und *Cancer pagurus* einen dem Schalenschließer der Macrura homologen Muskel zu finden. Ebensowenig läßt Pearson's (14) Beschreibung der Muskulatur von *Cancer pagurus* einen entsprechenden Muskel erkennen. Es ist somit, auch schon mit Rücksicht auf die eigentümliche Entwicklung des Cephalothorax, für die Brachyuren die erfolgte Rückbildung des Schalenschließers anzunehmen.

Als Ergebnis dieser Untersuchung stellt sich heraus, daß bei den meisten *Decapoda Macrura* und bei den *Anomura* ein Schalenschließer vorhanden ist. Es ist nun auf Grund dieser Erfahrung bestimmter zu erwarten, daß er auch den Schizopoden zukommt. Wie weit er sonst bei den Eumalacostraca verbreitet ist, müssen weitere Beobachtungen zeigen. Jedenfalls kann in der Charakteristik der Eumalacostraca, wie sie Calman (3) gibt, der Mangel des Schalenschließers als Merkmal nicht aufrecht erhalten werden.

Zum Schlusse der Abhandlung möchte ich einige weitere Beobachtungen über die Kopfmuskulatur der Dekapoden und allgemeine Bemerkungen über die Muskulatur der Crustaceen anfügen.

Die Morphologie der Crustaceenmuskulatur steht noch am Anfange. Es liegen zwar einige gute und ausführliche Untersuchungen über die Muskeln einzelner Vertreter der Krebsgruppe vor, die jedoch zu einer Vergleichung nicht genügen. Aus einer vergleichenden Untersuchung wird sich zum Teil auch erst eine entsprechende richtigere Nomenklatur der Muskeln herausbilden. Diesbezüglich sei beispielsweise auf die gewiß mehrsagende Bezeichnung des Musculus dorsoventralis posterior von *Potamobius* als Schalenschließer (Musculus adductor testae) verwiesen, die aus der vergleichenden Untersuchung folgt.

Ich möchte gleich noch eine Namensänderung für den von W. Schmidt bei *Potamobius* als Musculus dorsoventralis anterior benannten Muskel in Vorschlag bringen. Dieser Muskel (Fig. 1 und 6 *Dv*) entspringt lateral von der Dorsalseite des Kopfapodems und besteht aus nur kurzen Muskelfasern, die

bald in eine lange dünne Sehne übergehen, welche schräg dorsolateral verläuft und sich vor der Insertion des Adductor posterior mandibulae mit einer geringen Verbreiterung an der Schale befestigt. Er dient, wie Schmidt zutreffend bemerkt, »in der Hauptsache zur Befestigung.« Immerhin handelt es sich bei seiner Funktion um ein aktives Festhalten des durch Insertion zahlreicher Muskeln stark beanspruchten Kopfapodems. Es ist somit dieser Muskel nach einer von Claus bei *Nebalia* gebrauchten Bezeichnung als Spanner (Tensor) des Sehnenblattes zu bezeichnen und ist einem solchen auch morphologisch gleichwertig. Da der in Rede stehende Musculus dorsoventralis anterior vom ersten dorsalen Nerven des Unterschlundganglions versorgt wird, dessen Verbreitung das Gebiet der Muskulatur der 1. Maxille betrifft, muß er wohl dem Segmente der 1. Maxille zugezählt werden. Aus diesen Gesichtspunkten möchte ich ihn als Musculus tensor dorsoventralis maxillaris bezeichnen.

Ich habe diesen Tensor maxillaris auch bei den von mir untersuchten Macrura Natantia *Penaeus membranaceus*, *Palaemon carcinus* (?), *Leander squilla* und *Pandalus pristis* gefunden, mit dem Unterschiede, daß seine Insertion an der Schale verhältnismäßig breiter als bei *Potamobius* ist, und bei *Palaemon carcinus* sich gegen die Schaleninsertion weiter in einige Äste zerteilt. Auch liegt die Insertion seiner Muskelfasern am Kopfapodem nicht wie bei *Potamobius* wenigstens zum größeren Teile oberhalb des Schalenschließers, sondern vor der medianen Sehne desselben, insbesondere bei *Penaeus* sehr auffällig; wie überhaupt bei *Potamobius* alle mit dem Kopfapodem verbundenen Muskelinsertionen im Vergleich zu den bei den Garneelen bestehenden Verhältnissen zusammengedrängt erscheinen (vgl. 2, 3, 4 *Dr*).

Außerdem ist bei den genannten Macrura Natantia eine Verfestigung der Mandibelsehne vorhanden, die sich bei *Potamobius* nicht findet. Dieselbe erfolgt durch einen Muskel und ein Ligament.

Der Muskel (Fig. 2, 3, 4 *G*) weist nur kurze Fasern auf, die sich dorsolateral an der queren Mandibelsehne ansetzen und alsbald in eine platte Sehne übergehen, welche an der

Innenseite des später noch zu beschreibenden Depressors des Vorderkopfes (*B*) in etwas schräg gegen vorne gerichtetem Verlaufe nach der Dorsalwand der Schale emporsteigt und sich an derselben befestigt. Diese Sehne bleibt bei *Penaeus membranaceus* (Fig. 4) eine einheitliche, verbreitert sich nur gegen die Insertion an der Schale allmählich. Bei den drei übrigen genannten Garneelen dagegen zerteilt sie sich alsbald fächerförmig in eine größere Anzahl sich weiter verzweigender Äste (Fig. 2, 3), deren Insertion eine lange Strecke des Panzers umspannen. Es handelt sich in diesem Muskel wieder um einen Tensor, den ich als Musculus tensor dorsoventralis mandibularis bezeichnen will. Er entspricht dem gleichverlaufenden Muskel bei *Nebalia*, mit dem er auch die Übereinstimmung zeigt, daß von ihm, und zwar seinem hintersten Sehnenabschnitte noch ventral und kopfwärts verlaufende Muskelfasern (in der Figur nicht dargestellt) abgehen, die wahrscheinlich an den Kaumagen sich ansetzen, wie bei *Nebalia* kurze Muskelfasern von der Sehne dieses Muskels zur Wandung des Kaumagens ziehen (vgl. Claus [4], Taf. XI, Fig. 9 *Md Ma*).

Was das Ligament (Fig. 2, 3, 4 *Li*) betrifft, so entspringt es an der queren Mandibelsehne hinter dem Tensor mandibularis und verläuft nach hinten und dorsalwärts zur Dorsalwand der Schale, wo es hinter der Sehne des Tensor maxillaris seine zweite Befestigung findet. In seinem Verlaufe überkreuzt es an der Medialseite die Sehne des Tensor maxillaris und ist an der Überkreuzungsstelle mit dieser Sehne verbunden. In seiner Form ist das Ligament, das ich als Ligamentum dorsoventrale mandibulare bezeichnen will, ein plattes Band, das sich gegen die dorsale Insertionsstelle zu verbreitert, bei *Palaemon carcinus* (?) in eine Anzahl Äste sich unterteilt. Bei *Penaeus membranaceus* (Fig. 4) ist das Bild ein etwas verschiedenes, wenngleich auch hier dieselben Verhältnisse bestehen. Bei diesem Tiere sieht man hinter der Insertion des Tensor mandibularis ein schmales Ligament abgehen, das nach hinten zum Tensor maxillaris verläuft, und von der Stelle, wo beide sich vereinigen, ein Ligament in mehr dorsoventralem Verlaufe hinter der Sehne

des Tensor maxillaris zur Dorsalwand der Schale ziehen. Es sieht beim ersten Anblick so aus, als würde dieses hintere Ligament zum Tensor maxillaris gehören. Genauere Untersuchung mit Hilfe des Mikroskops zeigt aber, daß das hintere Ligament die Fortsetzung des zwischen Mandibelsehne und Sehne des Tensor maxillaris ausgespannten Ligamentes ist, somit auch hier eine Überkreuzung des Ligamentum dorsoventrale mandibulare mit dem Tensor maxillaris stattfindet, wie sie für die Garneelen oben beschrieben wurde.

Die fächerförmige Sehne des Tensor mandibularis, das Ligamentum dorsoventrale mandibulare und der Tensor maxillaris liegen der Innenseite eines bereits erwähnten kräftigen Muskels (Fig. 2, 3, 4 *B*) an, der sich einerseits mit breiter Fläche an der Seitenwand der Schale befestigt und sich verschmälernd in schräg ventralwärts gerichtetem Verlaufe gegen die Basis der 1. Antenne zu verfolgen ist. Seine hintere Insertion reicht bis über den Schalenschließer und den Adductor posterior mandibulae hinaus zur thoracoabdominalen Muskulatur. Seine vordere Insertion findet dieser Muskel aber nicht an der Basis der 1. Antenne, sondern mittels einer starken Sehne an dem hinteren ventralen Rand eines beweglich dem Cephalothorax eingelenkten unpaaren ringförmigen, am besten bei *Penaeus* ausgebildeten, bei *Palaemon* dorsal sehr schmalen Stückes, an welchem die beiden ersten Antennen eingelenkt sind und dem dorsal von ihnen auch die Stielaugen ansitzen; dieses bewegliche Stück ist der gelenkig abgesetzte Vorderkopf. Der in Rede stehende Muskel setzt sich somit an den Vorderkopf an und zieht diesen nach abwärts; ich benenne ihn daher Musculus depressor sincipitis. Bei *Potamobius* ist der Vorderkopf nicht beweglich abgesetzt und ich vermochte einen dem Depressor sincipitis entsprechenden Muskel nicht zu finden.

Hingegen findet sich bei *Nebalia* ein umfangreicher gleichgelagerter Muskel, der laterodorsal am Integumente oberhalb der Mandibel und des Schalenschließers, noch über diesen hinaus bis vor den Ansatz der dorsalen Rumpfmuskeln (vgl. Claus [4], Taf. XIII, Fig. 4 *A'M*) entspringt und schräg nach vorn und ventral verlaufend nach der Angabe von Claus

in die erste Antenne eintreten und diese gegen die Bauchseite adduzieren soll. Letztere Angabe von Claus ist jedoch nicht zutreffend und aus der zitierten Abbildung geht auch hervor, daß Claus die vordere Insertion des Muskels nicht deutlich gesehen hat. Dieser Muskel geht vielmehr vorn in eine dünne Sehne über, die nicht in die erste Antenne eintritt, sondern sich an dem ventralen hinteren Rande des auch hier beweglich dem Cephalothorax eingelenkten Vorderkopfes ansetzt, an dem die 1. Antennen und die Stielaugen sitzen. Demnach stimmt dieser Muskel in Verlauf und Insertion mit dem bei den *Macrura Natantia* beschriebenen Musculus depressor sincipitis vollkommen überein, dem er als homolog anzusehen ist. Er kann daher bei *Nebalia* nicht weiter als Adductor der 1. Antenne gelten.

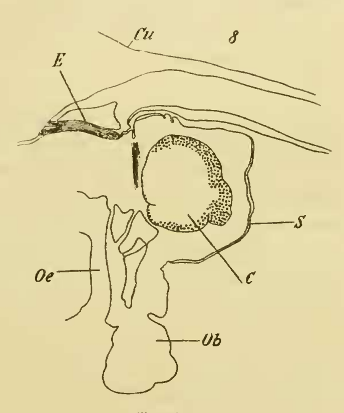
Dem besprochenen Depressor sincipitis wirkt bei *Nebalia* ein kürzerer Muskel entgegen, der nach Claus dorsal hinter der vorderen Schalenklappe am Integumente oberhalb der Insertion der in die 2. Antenne eintretenden Muskeln entspringt und zum hinteren dorsalen Rande des Vorderkopfes zieht, als dessen Heber er fungiert.

Ein gleichwertiger Muskel ist auch bei den *Macrura Natantia* vorhanden. Er entspringt hier dorsal dicht hinter dem Ursprunge des (der vorderen Schalenklappe von *Nebalia* homologen) Rostrums der Schale und zieht zum dorsalen Rande des Vorderkopfes (Textfig. 8). Die beiderseitigen Muskel stehen an ihrer hinteren Ansatzstelle nahe beieinander und werden bloß durch die zwischen ihnen durchlaufende Aorta cephalica getrennt; gegen die vordere Insertion konvergieren sie bis zu voller Nebeneinanderlagerung. Ich will diesen Muskel als Musculus levator sincipitis bezeichnen. Er ist im Vergleich zu demselben Muskel von *Nebalia* kürzer und schwächer. Während er bei *Nebalia*, wie Claus angibt und ich durch eigene Beobachtung bestätigen kann, aus einem vorderen und umfangreicheren hinteren Bündel besteht, läßt er bei den *Macrura Natantia* keine deutlich getrennten Bündel erkennen.

Ob etwa der M. oculi basalis posterior von *Potamobius* auf den Levator sincipitis der *Macrura Natantia* zurückzuführen ist, mag dahingestellt bleiben.

Die bei *Nebalia* und den *Macrura Natantia* bestehenden übereinstimmenden Verhältnisse in der Muskulatur zeigen wieder die nahe verwandtschaftliche Beziehung zwischen *Nebalia* und den *Eumalacostraca*.

Mit der Existenz sowie mächtigen Ausbildung vor allem des M. depressor sincipitis und der dadurch bedingten stärkeren Inanspruchnahme des bei den *Macrura Natantia* leichten Schalenpanzers hängt wohl die starke Ausbildung der Sehne des Tensor der queren Mandibelsehne und das Vorhandensein eines dorsoventralen Mandibelligamentes zusammen.



Textfig. 8.

Vorderster Teil des Cephalothorax von *Athanas nitescens* im Längsschnitt, mit dem Musculus levator sincipitis. Dorsal ist die Cuticula abgehoben. Vergr. 45 1.

Im Anschluß möchte ich noch des von Schmidt als Musculus ventralis capitis bezeichneten Stranges von *Potamobius* gedenken. Dieser Strang (Fig. 1 *VI*) verläuft die Mandibel überspannend zwischen dem vorderen lateralen Fortsatze des Kopfapodems und dem lateralen hinteren Ende des Epistoms, an dem er nach Schmidt's Angabe in wenige kurze Muskelfasern auslaufen soll. Nach Schmidt ist er der einzige im Kopfe verlaufende Längsmuskel.

Ich habe diesen Strang genauer untersucht und gefunden, daß Muskelfasern in demselben fehlen. Er besteht aus straffem Bindegewebe und enthält eine zentrale, mit dünner Chitinlage ausgekleidete röhrige Einstülpung der Haut (ein Apodem allerdings weicher Natur), die an der Körperwand trichterförmig beginnt und sich bis zum Kopfapodem erstreckt. Die Mündung dieser Einstülpung ist am Epistom vor der Mandibel

als kleine Grube von außen sichtbar. Es handelt sich somit bei diesem Strange nicht um einen Muskel, sondern um ein Ligament, das ich als Ligamentum ventrale capitis bezeichnen will.

Die Möglichkeit aber wäre immerhin zu erwägen, ob dieses Ligament nicht aus einem Längsmuskel hervorgegangen sein könnte und ein Rudiment eines solchen vorstelle. Es ist dies aber nicht wahrscheinlich, wie der Vergleich mit der Muskulatur von *Limnadia* und vor allem von *Nebalia* lehrt. Bei ersterer Form reicht nach Nowikoff's Angabe die ventrale Längsmuskulatur bis an die Grenze zwischen Mandibel- und 1. Maxillarsegment, bei *Nebalia*, welche für die Beurteilung der Verhältnisse bei den *Eumalacostraca* in erster Linie in Betracht kommt, nur bis zur hinteren Grenze der Sehne des Schalenschließers, somit bis zum 1. Maxillarsegment. Im vorausgehenden Kopfabschnitte fehlen nach Claus ventrale und dorsale Längsmuskulatur. Diese Tatsachen führen zu dem Schluß, daß eine etwaige Zurückführung des Ligamentum ventrale capitis auf einen ventralen Längsmuskel kaum anzunehmen ist.

Schon bei früherer Gelegenheit wurde bemerkt, daß es sich in den von Schmidt als Musculus compressor endophragmalis 1 und 2 bezeichneten vermeintlichen Muskeln nicht um solche, sondern um Querbänder handelt, von denen ersteres am Vorderende die mediane Sehne des queren Mandibelmuskels, am Hinterende die mediane Sehne des Schalenschließers enthält.

W. Schmidt faßt diese beiden vermeintlichen Muskeln und den Musculus attractor epimeralis, der quer über die Ursprungsstelle der lateralen freien Duplikatur der Schale an dem lateralen Teile der Nackenfurche und an der Branchiocardialfurche verläuft, als Ringmuskeln auf.

Mir erscheint es fraglich, ob bei Arthropoden eine Ringmuskulatur sich findet, die etwa auf die Ringmuskulatur der Anneliden zurückzuführen wäre (nur die den übrigen Arthropoden etwas schärfer gegenüberstehenden *Onychophoren* weisen eine solche auf). Ich befinde mich da in Übereinstimmung mit Ray Lankester (10) sowie Bütschli (2), welche das Fehlen einer Ringmuskulatur bei typischen

Arthropoden hervorheben, und mit Giesbrecht (6), nach dessen Ansicht das Vorhandensein von aus der Ringmuskulatur der Anneliden ableitbaren Muskeln bei Crustaceen dahingestellt bleibt.

Literatur.

1. Boas, J. E. V., Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. Vidensk. Selsk. Skr. 6. Raekke, naturvidensk. og mathem. Afd., I. Bd., København 1880.
2. Bütschli, O., Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 2. Lfg. Leipzig 1912, p. 412.
3. Calman, W. T., On the Classification of the Crustacea Malacostraca. Ann. a. Magaz. of natur. Hist. London. 7. ser. vol. XIII. 1904, p. 157.
4. Claus, C., Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arbeiten aus d. Zoolog. Institute d. Univ. Wien, Bd. VIII, 1888.
5. Claus, C., Die Halocypriden des Atlantischen Oceans und Mittelmeeres. Wien 1891, p. 35.
6. Giesbrecht, W., Crustacea. In: A. Lang, Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Bd. IV, Jena 1913, p. 81.
7. Grobben, K., Zur Kenntnis des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen. Diese Sitzungsber., Bd. 101, 1892, p. 271, 272.

7a. Herrick, F. H., Natural History of the American Lobster. Bulletin of the Bureau of Fisheries, Washington. Vol. 29, 1911, p. 242.

8. Huxley, T. H., Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. Internat. wissenschaftl. Bibliothek. XLVIII. Bd., p. 131, Fig. 39.
9. Keim, W, Das Nervensystem von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.). Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. CXIII, 1915, p. 524.
10. Lankester, E. Ray, The Structure and Classification of the Arthropoda. Quart. Journ. microsc. science. Vol. XLVII 1904, p. 527.

11. Milne Edwards, Observations sur le squelette tégumentaire des Crustacés Décapodes et sur la Morphologie de ces animaux. Annales des scienc. natur., 3. série, t. 16, 1851.
12. Nowikoff, M., Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis L. Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. Bd. LXXVIII. 1905, p. 565 und 584.
13. Parker T. J. and Rich J. G., Observations on the Myology of Palinurus Edwardsii. Macleay Memorial Volume. Sydney 1893.
14. Pearson, J., Cancer. Liverpool Marine Biology Committee. XVI. London 1908.
15. Schmidt, W., Die Muskulatur von Astacus fluviatilis (Potamobius astacus L.). Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. CXIII. 1915.
16. Suckow, Fr. W. L., Der Flußkrebs (Astacus fluviatilis). In: Anatomisch-Physiologische Untersuchungen der Insekten und Krustentiere. Bd. I, Heft 1. Heidelberg 1818. (Konnte ich nicht einsehen.)

Zusatz: Nachträglich habe ich ersehen, daß H. Coutière in seiner Abhandlung »Les „Alpheidae“. Morphologie externe et interne, formes larvaires, Bionomie«. (Ann. d. scienc. natur., Paris 1899, 8. série t. IX, p. 360—361) den von mir als Levator sincipitis erkannten und bezeichneten Muskel bei *Alpheus laevis* gut beschrieben hat.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

A' erste Antenne.
A'' zweite Antenne.
Ab Musculus abductor maior mandibulae.
Ac Musculus abductor coxopoditis I. maxillae.
Am Musculus adductor posterior mandibulae.
B Musculus depressor sincipitis.
C Cerebralganglion.
Cu Cuticula.
Dp Musculus depressor II. antennae.
Dv Musculus tensor dorsoventralis maxillaris (M. dorsoventralis anterior Schmidt).
E Musculus levator sincipitis.
G Musculus tensor dorsoventralis mandibularis.
H Hepatopankreas (Leber).
J Insertion des Schalenschließers an der Schale.
K Kopfapodem.
L ohrförmiger Lappen an der Außenwand der Kiemenhöhle.
Li dorsoventrales Ligament der queren Mandibelsehne (Ligamentum dorsoventrale mandibulare).
Md Mandibel.
Mds Sehne des queren Mandibelmuskels (mediane quere Mandibelsehne.)
mx_1 I. Maxille.
N Bauchganglienkette.
Ob Oberlippe.
Oe Oesophagus.
P Kaumagen.
Q Querband zwischen den beiderseitigen Verzahnungen der hinteren Fortsätze des Kopfapodems mit jenen der folgenden Apodeme.
R Sehne des Musculus adductor posterior mandibulae.
S Vorderkopf (Sinciput).
SM Schalenschließmuskel (M. adductor testae).
SMs mediane Sehne des Schalenschließmuskels.
Tha Musculus thoracalis anterior.
Thp Musculus dorsalis profundus thoraco-abdominalis.
Vl Ligamentum ventrale capitis (Musculus ventralis capitis Schmidt).

Tafelerklärung.

Fig. 1.

Vorderabschnitt des Cephalothorax von *Potamobius astacus*, dorsal geöffnet, nach Entfernung der Eingeweide, der Oesophagus quer durchschnitten, um das Kopfapodem mit der es umgebenden Muskulatur, darunter auch den Schalenschließer sichtbar zu machen. Vergr. 1·5/1.

Fig. 2.

Vorderabschnitt des Cephalothorax von *Palaemon carcinus* (?), dorsal geöffnet, nach Entfernung aller Eingeweide, behufs Freilegung des Schalenschließers und seiner Umgebung. Linkerseits der Tensor mandibularis und das Ligamentum mandibulare bis auf die ventralen Ansätze abgeschnitten, der Tensor maxillaris und der Depressor sincipitis entfernt. Vergr. 1·75/1.

Fig. 3.

Vorderabschnitt der rechten Cephalothoraxhälfte eines längsdurchschnittenen *Palaemon carcinus* (?) nach Entfernung der Eingeweide, von innen gesehen, um die Muskulatur der rechten Seite zu zeigen. Vergr. 1·75/1.

Fig. 4.

Vorderabschnitt des Cephalothorax von *Penaeus membranaceus*, dorsal geöffnet, nach Entfernung der Eingeweide behufs Freilegung des Schalenschließers und seiner Umgebung. Linkerseits der Tensor mandibularis und der Depressor sincipitis entfernt. Vergr. 3/1.

Fig. 5.

Vorderabschnitt des Cephalothorax von *Galathea squamifera*, dorsal geöffnet, nach Entfernung der Eingeweide, um den Schalenschließer freizulegen. Vergr. 3·5/1.

Fig. 6.

Cephalothorax von *Potamobius astacus*, an der Übergangsstelle der eigentlichen Kiemenhöhle in den vorderen Ausgangskanal schräg durchschnitten. Die Schnittfläche von hinten gesehen, um die Lage des Schalenschließers, der rechterseits freigelegt ist, zu zeigen. Das Kopfapodem erscheint dabei schräg von unten gesehen. Vergr. 1·5/1.

Fig. 7.

Querschnitt durch den Cephalothorax von *Athanas nitescens* an der Übergangsstelle der eigentlichen Kiemenhöhle in ihren vorderen Ausgangskanal. Die Insertion des Schalenschließers an der Schale getroffen. Die Cuticula (*Cu*) der freien seitlichen Schalenduplikatur abgehoben. Vergr. 45/1.

Fig. 8.

Querschnitt durch den Cephalothorax von *Athanas nitescens* etwas vor der Übergangsstelle der Kiemenhöhle in ihren vorderen Ausgangskanal. An demselben ist die mediane Sehne des Schalenschließers getroffen. Die Cuticula der freien seitlichen Schalenduplikatur abgehoben. Vergr. 45/1.